Mitt. Bot. Staatssamml. München 30	p. 385 - 400	31. 12. 1991	ISSN 0006 - 8179

DIE GROSSYSTEMATISCHEN EINHEITEN DER ORDNUNG LECANORALES (ASCOMYCETES) UND IHRE ÖKOLOGISCHE BEDEUTUNG

von

G. Rambold, F. Schuhwerk & D. Triebel

Zusammenfassung

Ausgehend von einem neuen Vorschlag zur Gliederung der Lecanorales werden unterschiedliche ökologische Präferenzen ihrer Unterordnungen aufgezeigt. Die unterschiedliche Präsenz der Unterordnungen in flechtenbeherrschter Vegetation wird in systematischen Spektren ausgewählter Flechtengesellschaften dargestellt.

Summary

On the basis of a modified outline of the Lecanorales, the different ecological preferences of the suborders are illustrated with the help of the systematical spectra of some selected lichen associations.

1. Einleitung

Flechtengesellschaften sind schon unter den verschiedensten Gesichtspunkten betrachtet und in ihrer Zusammensetzung analysiert worden. So stellte KLEMENT (1955: 8-9) neben dem "generischen Koeffizienten" (Anzahl der Gattungen bezogen auf die Gesamtartenzahl einer Gesellschaft) das "biologische Spektrum", d. h. die prozentualen Anteile der Lebensformen einer Assoziation dar. WIRTH (1983) verglich als erster die Ökologie einzelner Gattungen (ausgedrückt in ihrer Stellung im System der Flechtengesellschaften) mit systematischen Aufgliederungen früher rein künstlich umgrenzter Sammelgattungen und stellte verblüffende Übereinstimmungen fest.

Inzwischen zeichnet sich eine systematische Neugliederung der Flechten ab, speziell der artenreichen Ordnung Lecanorales (mit ca. 9000 Arten). In den siebziger und achtziger Jahren wurden Strukturmerkmale, wie sie lichtmikroskopisch schon länger bekannt waren, mit Hilfe elektronenoptischer Untersuchungen neu interpretiert und als klassifikatorisch wertvolle Merkmale in den Vordergrund gerückt, speziell durch Arbeiten von BELLEMÈRE & LETROUIT-GALINOU (1987), HAFELLNER (1984) und HERTEL (1984). Dies führte zu zum Teil völlig neuen Gliederungskonzepten für Teilgruppen der Lecanorales, sowohl auf Gattungs-, wie auch auf Familien- und Unterordnungsniveau (z. B. ERIKSSON & HAWKSWORTH 1991, HAFELLNER loc. cit., 1988, RAMBOLD 1989, RAMBOLD & TRIEBEL 1990).

Nachdem sich also die Umrisse eines revidierten Systems der Ordnung Lecanorales abzuzeichnen beginnen, scheint es uns sinnvoll, den Versuch WIRTHs, Ökologie und Systematik zu verknüpfen, erneut zu wagen, nun aber auf höherem systematischem Niveau. Einerseits ist die ökologische Konstitution beachtenswerter Bestandteil des Merkmalskatalogs eines Taxons, andererseits vermag die Verknüpfung bisher unverbunden nebeneinander stehender Arbeits- und Betrachtungsweisen neue Fragestellungen aufzuzeigen.

2. Konzept einer Untergliederung der Ordnung Lecanorales s. l.

Im Rahmen einer Arbeit über "The inter-lecanoralean associations" (RAMBOLD & TRIEBEL in prep.) stellte sich die Frage nach einer Umgrenzung der Ordnung Lecanorales sowie die Notwendigkeit ihrer systematischen Neugliederung in Großgruppen. Basierend auf dem Systemvorschlag von POELT (1974) wurde eine weitgefaßte Interpretation der Lecanorales bevorzugt, die die von verschiedenen Autoren in jüngster Zeit als eigenständige Ordnungen geführten Lichinales, Peltigerales, Pertusariales und Teloschistales einbezieht. Im vorliegenden Systementwurf werden diese Gruppen auf dem Rang von Unterordnungen geführt (Tabelle 1).

Als Zentrum der Lecanorales werden nach wie vor die Unterordnungen Lecanorineae und Cladoniineae aufgefaßt, denen wegen ihrer hohen Artenzahlen auch die größte Bedeutung im Rahmen pflanzensoziologischer Fragestellungen zukommt.

Die Unterordnung Lecanorineae ist durch einen Ascus vom "*Lecanora*-Typ" im weiteren Sinn charakterisiert. Dieser zeichnet sich durch einen amyloiden Tholus mit mehr oder weniger deutlich entwickelter, in einigen Fällen auch fehlender masse axiale aus. Fast alle Arten sind ausschließlich mit Grünalgen assoziiert. Einige Sippen gehen darüber hinaus enge, sogenannte "cyanotrophe" Beziehungen zu Blaualgen ein: mit freilebenden Vertretern der Gattungen *Gloeocapsa* oder *Stigonema* bilden sie morphologisch undifferenzierte "Paracephalodien" oder sie leben zumindest zeitweise parasitisch auf Blaualgenflechten (POELT & MAYRHOFER 1988, POELT & OBERMAYER 1991). Die Unterordnung Teloschistineae steht den Lecanorineae in ihrem ökologischen Verhalten relativ nahe.

Das Auftreten von Blaualgen als Haupt- oder Nebenphotobionten ist innerhalb der Lecanorales mit dem Auftreten eines amyloiden Rings, bzw. einer Röhre oder Kappe im Apikalapparat oder einem ± nicht-amyloiden Tholus korreliert. Röhrenförmige Tholusstrukturen kommen bei

Vertretern der Peltigerineae (Peltigeraceae, Coccocarpiaceae, Collemataceae, Placynthiaceae) und den meisten Vertretern der Unterordnung Cladoniineae vor. Bei den Cladoniineae finden sich Cyanobakterien nur als Nebenphotobionten in Cephalodien, z.B. in den Familien Porpidiaceae und Stereocaulaceae, während die Hauptphotobionten stets Grünalgen sind. Reduzierte, bzw. nicht-amyloide Tholi treten in der Unterordnung Lichinineae, sowie in der

Tab. 1: Umriß einer Gliederung der Ordnung Lecanorales s. l., basierend auf den in RAMBOLD & TRIEBEL (1990, in prep.) behandelten Familien, nach Vorschlägen von HAFELLNER (1988) und POELT (1974). Familienumgrenzungen, wenn nicht anders vermerkt, nach ERIKSSON & HAWKSWORTH (1991).

Familien der U.O. **Lichinineae** (Ord.: Lichinales): Heppiaceae Zahlbr.; Lichinaceae Nyl.

Familien **unklarer Zugehörigkeit mit Blaualgen** als Haupt- oder Nebenphotobionten: Arctomiaceae Th.Fr.; Brigantiaeaceae Hafellner & Bellem.; Ectolechiaceae Zahlbr. (incl. Lasiolomataceae Hafellner); Harpidiaceae Vězda ex Hafellner; Pannariaceae Tuck.; Peltulaceae Büdel.

Familien der U.O. **Peltigerineae** (Ordn. Peltigerales): (?) Coccocarpiaceae (Mont. ex K. Müller) Henssen; (?) Collemataceae Zenker; (?) Lobariaceae Chev.; (?) Nephromataceae Wetm. ex J.C. David & D. Hawksw.; Peltigeraceae Dumort.; (?) Placynthiaceae Dahl.

Familien der U.O. **Cladoniineae**: Agyriaceae Corda (incl. Trapeliaceae M. Choisy ex Hertel); Cladoniaceae Zenker; (?) Crocyniaceae M. Choisy ex Hafellner; Lecideaceae Chev.; Micareaceae Vězda ex Hafellner; (?) Pilocarpaceae Zahlbr.; Porpidiaceae Hertel & Hafellner; Psoraceae Zahlbr. (incl. Psorulaceae Hafellner); Rhizocarpaceae M. Choisy ex Hafellner; Rimulariaceae Hafellner; Squamarinaceae Hafellner; Stereocaulaceae Chev.

Familien der U.O. **Pertusariineae** (Ordn. Pertusariales): Coccotremataceae Henssen; Pertusariaceae Koerb.

Familien der U.O. **Acarosporineae**: Acarosporaceae Zahlbr.; (?) Hymeneliaceae Koerb.

Familien der U.O. **Lecanorineae** (Ordn. Lecanorales s. str.): Alectoriaceae (Hue) Tomas.; (?) Anziaceae Sato; Candelariaceae Hakul.; Catillariaceae Hafellner; (?) Eigleraceae Hafellner; (?) Haematommataceae Hafellner; Lecanoraceae Koerb. s. l. (incl. Bacidiaceae W. Watson; Biatoraceae Massal. ex Stiz.; Catinariaceae Hale ex Hafellner; Lecaniaceae W. Watson; Nesolechiaceae Arnold; Tephromelataceae Hafellner); Parmeliaceae Zenker; Pyxinaceae (Fr.) Stizenb.; Ramalinaceae Ag.

Familien der U.O. **Teloschistineae** (Ordn. Teloschistales): Fuscideaceae Hafellner (incl. Orphniosporaceae Bellem. & Hafellner); Letrouitiaceae Bellem. & Hafellner; Teloschistaceae Zahlbr.

Familie der U.O. **Umbilicariineae**: Umbilicariaceae Chev.

Unterordnung Peltigerineae bei den Lobariaceae und Nephromataceae auf. Die Unterordnung der Peltigerineae umfaßt sowohl Blaualgenflechten, cephalodiate Flechten wie auch seltener reine Grünalgenflechten. Sogar innerhalb einer Art können sogenannte Grünalgen- und Blaualgenmorphotypen auftreten (siehe ARMALEO & CLERC 1991). Innerhalb der verbleibenden Gruppen beschränkt sich das Vorkommen von Blaualgen auf die Coccotremataceae (Pertusariineae) oder einige wenige Familien unklarer Zugehörigkeit.

Bei der Umgrenzungen der Pertusariineae, Teloschistineae und Umbilicariineae wird bestehenden Konzepten gefolgt. Bei der Gruppe der Acarosporineae, die durch meist deutlich entwickelte, nicht-amyloide Tholi und das Fehlen von Blaualgen als Photobionten ausgezeichnet ist, mögen Beziehungen zu Vertretern der Cladoniineae bestehen.

3. Ökologische Präferenzen bei den Unterordnungen der Lecanorales

Da als Umschreibung für die ökologische Konstitution von Taxa im folgenden ihr soziologisches Verhalten bzw. dessen Schwerpunkt verwendet wird, ist vorab folgendes anzumerken: die desolate Situation auf dem Arbeitsgebiet der Flechtensoziologie (wenige aktuelle Bearbeiter, veraltetes, heutigen Ansprüchen kaum mehr genügendes Material) beeinflußt unsere Darstellung nur am Rande, da hier nur ein möglicherweise vielversprechender Ansatz aufgezeigt werden soll. Detaillierte Aussagen sind nicht Ziel unserer vorläufigen Skizze. Dafür ist es nach der Sitation in beiden Teilbereichen noch zu früh. Um unsere Auswertungen leichter nachprüfbar zu machen, haben wir uns bemüht, Tabellen mit Einzelaufnahmen heranzuziehen. Die Beschränkung auf Europa ergibt sich zwangsläufig, da fast nur von hier flechtensoziologische Aufnahmen publiziert wurden. Die in den Abbildungen 1 - 8 wiedergegebenen Diagramme sind ungewichtet, d. h. sie berücksichtigen weder die Artmächtigkeit noch die Stetigkeit der Flechtentaxa im jeweiligen Syntaxon, sondern nur ihre Präsenz. Begleitende Moos- und Pilzarten gingen nicht in die Zählungen ein.

Tabelle 2 zeigt kursorisch auf, in welchen Standortstypen innerhalb Europas Arten der Ordnung Lecanorales **nicht** dominieren, und welche anderen Ordnungen dort standörtliche Schwerpunkte bilden.

Die Standortstypen, auf denen sich Arten der Lecanorales durchsetzen konnten, sind die (in Europa) weiter verbreiteten, "wichtigeren", während man die von Arten anderer Ordnungen beherrschten cum grano salis als Sonderstandorte bezeichnen kann. Arten der Lecanorales überwiegen auf: beregneten, nährstoffarmen und -reichen, meist ± rissigen Rinden (Hypogymnietea physodis Follm. 74 und Physcietalia adscendentis Hadač 44 em. Barkman 58); nährstoffreichen Kalken (Verrucarietea nigrescentis Wirth 80 z. T.), Intermediärgesteinen (Dermatocarpetea miniati Wirth 72 nom. inval. und Aspicilietea candidae Asta & Roux 77), episodisch feuchten Gesteinen (Collematetea cristati Wirth 80 und ein Teil der Aspicilietea lacustris Wirth (72) 80), beregneten Silikaten (Rhizocarpetea geographici Mattick 51 em. Wirth 80); auf Erde (Psoretea decipientis Mattick ex Follm. 74, Cladonion arbusculae Klem. 50, Cetrarion nivalis Klem. 55 u. a.).

Tab. 2: Schwerpunktmäßiges Substratverhalten der nicht-lecanoralen Ordnungen der Flechten (Ordnungskonzept weitgehend nach ERIKSSON & HAWSKWORTH 1991 und TEHLER 1990; Taxa in eckigen Klammern: zurücktretend).

Substrat	**Ordnungen**
Saure Borken meist alter Bäume, (z. T. ombrophob)	Caliciales (excl. Sphaerophoraceae)
Mehr oder weniger basenreiche (nährstoffarme) Borken oft junger Bäume	Arthoniales (incl. Opegraphales), [Graphidales]
Entrindetes, trockenfaules Holz	Caliciales (excl. Sphaerophoraceae)
Nährstoffarme Kalke	Gyalectales, Verrucariales, [Arthoniales (incl. Opegraphales)]
Dauerhaft inundierte Gesteine	Verrucariales
Gestein, ombrophob	Arthoniales (incl. Opegraphales), [Caliciales]

Tabelle 3 stellt die unterschiedlichen Schwerpunkte der einzelnen Unterordnungen der Lecanorales dar. Einzelne, aus den allgemeinen Trends herausfallende Vorkommen sind hierbei nicht berücksichtigt.

Die Flechten mit Blaualgen-Symbionten zeigen eine auffallende Beschränkung auf Standorte mit episodischer Sickerwasserversorgung und auf kalkreiche Substrate. Die Klasse Collematetea cristati Wirth 80 enthält besonders viele dieser Sippen. Arten der Unterordnung Peltigerineae prägen aerohygrophytische, ± atlantisch verbreitete Blattflechtengesellschaften des Lobarion pulmonariae Ochsner 28 (Fig. 1).

Arten der Unterordnung Cladoniineae siedeln bevorzugt auf nährstoffarmen Substraten. Einzig auf Rinde müssen sie diesen Sektor den Pertusariineae überlassen. Auf Kalk- und Silikatgesteinen zeigen ihre Vertreter eine deutliche Präferenz für kühl-feuchte Standorte. Im gemäßigten Europa sind Gesellschaften dieser Art auf Gestein nicht häufig. Insgesamt konnten sie - wie auch das in Fig. 2 dargestellte Lecideetum lithophilae Wirth 69 - ihr Areal durch menschliche Einflüsse zeitweilig ausdehnen. Die Cladoniineae stellen auch typische basiphile Erdbewohner, treten aber im sauren Bereich besonders gehäuft und augenfällig hervor.

Tab. 3: Schwerpunktmäßiges Substratverhalten der Unterordnungen der Lecanorales (Unterordnungskonzept weitgehend nach RAMBOLD & TRIEBEL in prep.).

Unterordnung	**Lich**	**Pelt**	**Clad**	**Pert**	**Acar**	**Lec**	**Telo**	**Umbil**
Substrat								
Sickerwasser	+	+						
Kalk oligotr.	+	+	+		+	+		
Erde basenr.	+	+	+			+	+	
Borke oligotr.	+	+		+		+		
Erde basenarm		+	+	+		+		
Silikat oligotr.			+	+	+	+	+	+
Silikat eutroph					+	+	+	+
Kalk eutroph					+	+	+	
Borke eutroph						+	+	

Bei den oft mit epigäischen Gesellschaften vermengten (teils saprophytischen?) Detritusbewohnern des Verbandes Aspicilion verrucosae Kalb 70 sind bezeichnenderweise Arten der Lecanorineae und Teloschistineae stärker vertreten. Arten der Unterordnung Pertusariineae besetzen insgesamt ähnliche Schwerpunkte wie die Cladoniineae, fehlen jedoch weitgehend auf Kalkgesteinen und stoßen auch weniger weit in kalte Bereiche vor.

Die Arten der Unterordnungen Acarosporineae, Lecanorineae und Teloschistineae zeigen nur graduell voneinander abweichende Substratpräferenzen. In deutlichem Gegensatz zu den vier eingangs genannten Unterordnungen treten diese drei besonders auf nährstoffangereicherten Standorten auf. Arten der Lecanorineae sind auf fast allen Substraten anzutreffen, auf denen überhaupt Vertreter der Lecanorales mehr als sporadisch vorkommen. Viele Sippen der Unterordnung Lecanorineae können das Fehlen von Cyanobakterien durch die Bevorzugung entspechend nitratreicher, d.h. relativ eutropher Standorte kompensieren. Einige Vertreter dieser Flechtengruppe entwickeln auch symbiontische Beziehungen zu freilebenden Blaualgen oder Blaualgenflechten, was ihnen trophiebedingte Vorteile verschaffen könnte (siehe auch unter Punkt 2). Unangefochten dominieren Arten der Lecanorineae in zwei in den gleichen Gesellschaftskomplex gehörigen Gesellschaften, im Pseudevernietum furfuraceae Hil. 25 und im Parmeliopsidetum ambiguae Hil. 25 (Fig. 3 und 4). Die in geringen Anteilen vertretenen Sippen der Pertusariineae und Cladoniineae stellen Eindringlinge aus den jeweils benachbarten Gesellschaften dar.

In Gesellschaften der Rhizocarpetea geographici Mattick 51 em. Wirth 80, wie dem ornithokoprophilen Candelarielletum corallizae (Almborn 55) Massé 64 oder dem chionophytischen Rhizocarpetum alpicolae Frey 23 (Fig. 5 und 6) stellen die Lecanorineae den Hauptanteil der

Arten, doch sind auch Sippen der Cladoniineae nennenswert vertreten. Die Ähnlichkeit des Spektrums der Unterordnungen bei diesen beiden Gesellschaften überrascht etwas angesichts ihres sehr unterschiedlichen Nährstoffbedürfnisses. Grundsätzlich ähnliche Verteilungsmuster mit etwas unterschiedlichen Schwerpunkten zeigen alle Untereinheiten der Rhizocarpetea geographici (SCHUHWERK in prep.): bei den hygrophilen Rhizocarpetalia obscurati Wirth (72) 80 treten die Cladoniineae stärker hervor, bei den Pertusarienalia leucosorae Llimona & Egea 87 hingegen die Pertusariineae. Die Acarosporineae reichern sich etwas in den skiophytischen *Acarospora chlorophana*-Gesellschaften und in den Acarosporetalia sinopicae Creveld 81 an. Die Umbilicariineae sind überdurchschnittlich im Umbilicarion hirsutae Čern. & Hadač 44 und -in etwas unterschiedlichem Maß - in den verschiedenen Untereinheiten der Umbilicarietalia cylindricae Wirth (72) vertreten. In den eutraphenten Physcietalia caesiae Mattick 51 em. Crev. 81 und den basiphileren Rinodino-Xanthorietalia elegantis Crev. 81 treten die Cladoniineae stark zurück, während die Teloschistineae etwas an Bedeutung gewinnen.

Die noch unklar umgrenzte Gruppe der Acarosporineae ist, auch wegen ihrer geringeren Artenzahl, auf weniger verschiedenen Substrattypen vertreten. Sie besitzen den Lecanorineae gegenüber zusätzlich hygrophytische Vertreter und weisen sonst eher zu den Cladoniineae vermittelnde Verhaltensweisen auf. Im Gegensatz zu den Acarosporineae und den Lecanorineae ist bei den Teloschistineae die Bevorzugung nährstoffreicher Substrate noch deutlicher verstärkt. Im gemäßigten Europa spielen ihre Arten neben den weiterhin dominierenden Lecanorineae in stark gedüngten Gesellschaften eine wichtige Rolle, wie Fig. 7 und 8 jeweils für eine epilithische und eine epiphytische Gesellschaft zeigen. In ariden Gebieten erlangen sie möglicherweise größere Bedeutung.

Die Arten der Unterordnung Umbilicariineae kommen im allgemeinen bevorzugt an mehr oder weniger stark geneigten Flächen von Silikatgestein vor. Besonders gehäuft sind sie im kollin-submontanen Umbilicarion hirsutae Čern. & Hadač 44 und im alpin-arktischen Umbilicarion cylindricae Frey 33 ex Hadač 48.

4. Umfeld und Ausblick

Daß systematische Einheiten unterschiedlichen Ranges sich auch in ihrer Ökologie ähneln oder identisch sein können, ist nicht auf die Flechten beschränkt. Als vermeintlich selbstverständlich wird dieser Frage aber recht selten nachgegangen. Um nur wenige geläufigere Beispiele für die Moose zu nennen: der Schwerpunkt der Gattung *Seligeria* im Verband Seligerio-Fissidention pusilli v. Hübschmann 84, die Verteilung der Grimmiaceae auf die acidophytische Ordnung Grimmietalia commutatae Šmarda & Vaněk in Šmarda 47 und auf die basiphytische Ordnung Grimmietalia anodontis Šmarda & Vaňek 47 oder die Häufung von Arten der Jungermanniales in den beiden Ordnungen Cladonio-Lepidozietalia reptantis Ježek & Vondráček 62 und Diplophylletalia albicantis Philippi 63 em. Marstaller 84.

Auch für die Gefäßpflanzen mögen einige wenige Beispiele genügen, diesen bekannten Zusammenhang wieder ins Gedächtnis zu rufen: die recht strenge Bindung der Familie Chenopodiaceae an ionenübersättigte Böden (WILMANNS 1989: 93), die Bevorzugung offener,

oft konkurrenzarmer Standorte bei den Caryophyllaceae, die Bindung der Pyrolaceae an Nadelwälder, oder die Beschränkung von *Primula*-Arten der Sektion *Sphondylia* (DEIL 1989: 259) auf Adiantetea-Gesellschaften, die aus der erstarrten Ökologie dieser ursprünglichen Arten folgt.

Angesichts der oben skizzierten Auswertungsmöglichkeit erhoffen wir uns zunächst eine Steigerung der Aktivitäten in der Flechtensoziologie, die unabdingbare Voraussetzung für weitere und verfeinerte Analysen dieser Art ist. Genügend Material vorausgesetzt, dürfte es möglich sein, Flechtengesellschaften und höhere Syntaxa mit ihren "systematischen Spektren" zu charakterisieren und damit auch ein Kriterium für die Qualität des Aufnahmematerials zu erhalten. Die dargestellte Betrachtungsweise mag umgekehrt auch Anregung zu floristisch-systematischen Studien sein. So könnte die Analyse der systematischen Spektren von Gebietsfloren trotz der Verwischung durch Fernverbreitungsmechanismen möglicherweise aufschlußreiche Unterschiede zwischen den verschiedenen Florenreichen aufzeigen.

Weiterhin ist bemerkenswert, daß sich bevorzugt in den Unterordnungen der Cladoniineae, Lecanorineae und Umbilicariineae eigentlich arktische oder hochoreophytische Taxa herausdifferenzieren konnten; nur in geringerem Maß ist dies bei den Peltigerineae, Acarosporineae und Teloschistineae der Fall. Diese Beobachtungen bedürfen jedoch noch genauerer Analyse. Möglicherweise werden auch eingehendere Studien von Flechtengesellschaften in symphylogenetisch unterschiedlich alten Kormophyten-Trägergesellschaften interessante Unterschiede in den systematischen Spektren ergeben.

Für anregende Diskussionen und kritische Durchsicht des Manuskripts danken wir Herrn Prof. Dr. Hannes Hertel (München). Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) schulden wir Dank für finanzielle Unterstützung im Rahmen des Projekts He 953/5-1.

5. Literatur

ARMALEO, D. & CLERC, Ph. 1991. Lichen chimeras: DNA analysis suggests that one fungus forms two morphotypes. - Experimental Mycology **15**: 1 - 10.

BELLEMÈRE, A. & LETROUIT-GALINOU, M.-A. 1987. Differentiation of lichen asci including dehiscence and sporogenesis: an ultrastructural survey. - In: PEVELING, E. (ed.): Progress and Problems in Lichenology in the Eighties. - Biblioth. Lich. **25**: 137-161.

DEIL, U. 1989. Adiantetea-Gesellschaften auf der Arabischen Halbinsel, Coenosyntaxa in dieser Klasse sowie allgemeine Überlegungen zur Phylogenie von Pflanzengesellschaften. - Flora **182**: 247-264.

ERIKSSON, O.E. & HAWKSWORTH, D.L. 1991. Outline of the ascomycetes - 1990. - Systema Ascomycetum **9**: 39-271.

HAFELLNER, J. 1984. Studien in Richtung einer natürlichen Gliederung der Sammelfamilien Lecanoraceae und Lecideaceae. - In: HERTEL, H. & OBERWINKLER, F. (Hrsg.): Festschrift J. Poelt. - Beih. Nova Hedwigia **79**: 241-371.

HAFELLNER, J. 1988. Principles of classification and main taxonomic groups. - In: GALUN, M. (ed.): CRC Handbook of Lichenology Vol. III: 41-52. - CRC Press, Inc. Florida.

HERTEL, H. 1984. Über saxicole, lecideoide Flechten der Subantarktis. - In: HERTEL, H. & OBERWINKLER, F. (Hrsg.): Festschrift J. Poelt. - Beih. Nova Hedwigia **79**: 399-499.

KALB, K. 1970. Flechtengesellschaften der vorderen Ötztaler Alpen. - Diss. Bot. **9**: 1-118 + tab.

KLEMENT, O. 1955. Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. - Feddes Repertorium Beih. **135**: 5-94.

POELT, J. 1974. ['1973']. Classification. - In: AHMADJIAN, V. & HALE, M.E. (eds): The Lichens p. 599-632.

POELT, J. & MAYRHOFER, H. 1988. Über Cyanotrophie bei Flechten. - Pl. Syst. Evol. **158**: 265-281.

POELT, J. & OBERMAYER, W. 1991. Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora des Himalaya II. Die Gattung *Bryonora* (Lichenes, Lecanoraceae) zugleich eine Revision aller Arten. - Nova Hedwigia **53**(1+2): 1-26.

RAMBOLD, G. 1989. A monograph of the saxicolous lecideoid lichens of Australia (excl. Tasmania). - Biblioth. Lich. **34**: 1 - 345.

RAMBOLD G. & TRIEBEL, D. 1990. Generic level host-parasite relationships in Lecanorales. - IA-47/1. - In: REISINGER, A. & BRESINSKY, A. (eds.): Fourth International Mycological Congress IMC4 - Abstracts: 47.

RAMBOLD, G. & TRIEBEL, D. in prep. The inter-lecanoralean associations.

SCHUHWERK, F. 1986. Kryptogamengemeinschaften in Waldassoziationen - ein methodischer Vorschlag zur Synthese. - Phytocoenologica **14**(1): 79-108.

SCHUHWERK, F. in prep. Tabellen und Anmerkungen zur Systematik der Rhizocarpetea geographici Mattick 51 em. Wirth 80.

TEHLER, A. 1990. A new approach to the phylogeny of Euascomycetes with a cladistic outline of Arthoniales focussing on Roccellaceae. - Can. J. Bot. **68**: 2458-2492.

WILMANNS, O. 1962. Rindenbewohnende Epiphytengemeinschaften in Südwestdeutschland. - Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl. **21**(2): 87-164.

WILMANNS, O. 1989. Ökologische Pflanzensoziologie. 4. Aufl., 378 S., Quelle & Meyer, Heidelberg-Wiesbaden.

WIRTH, V. 1968. Soziologie, Standortsökologie und Areal des Lobarion pulmonariae im Südschwarzwald. - Bot. Jahrb. Syst. **88**(3): 317-365.

WIRTH, V. 1972. Die Silikatflechten-Gemeinschaften im außeralpinen Zentraleuropa. - Diss. Bot. **17**: 1-306 + tab.

WIRTH, V. 1980. Flechtenflora: Ökologische Kennzeichnung und Bestimmung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete. 1. Aufl. 552 S., Stuttgart: Ulmer.

WIRTH, V. 1983. Phytosoziologie, Ökologie und Systematik bei Flechten. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. **96**: 103-115.

ANHANG: Die systematischen Spektren ausgewählter Flechtengesellschaften

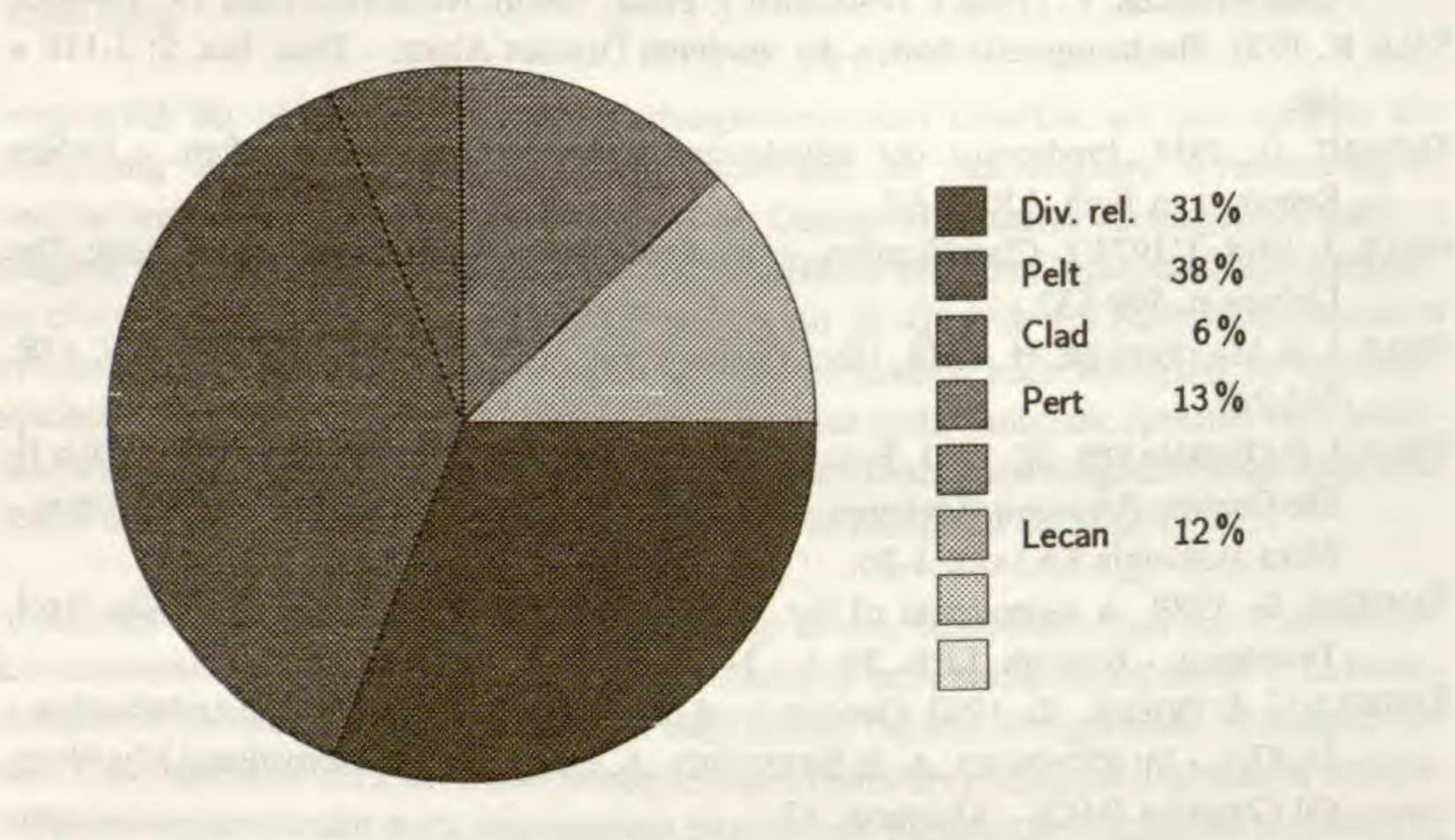


Fig. 1: Nephrometum laevigati Barkm. 58
WIRTH (1968: 325, Tab. 1, Spalte 4).

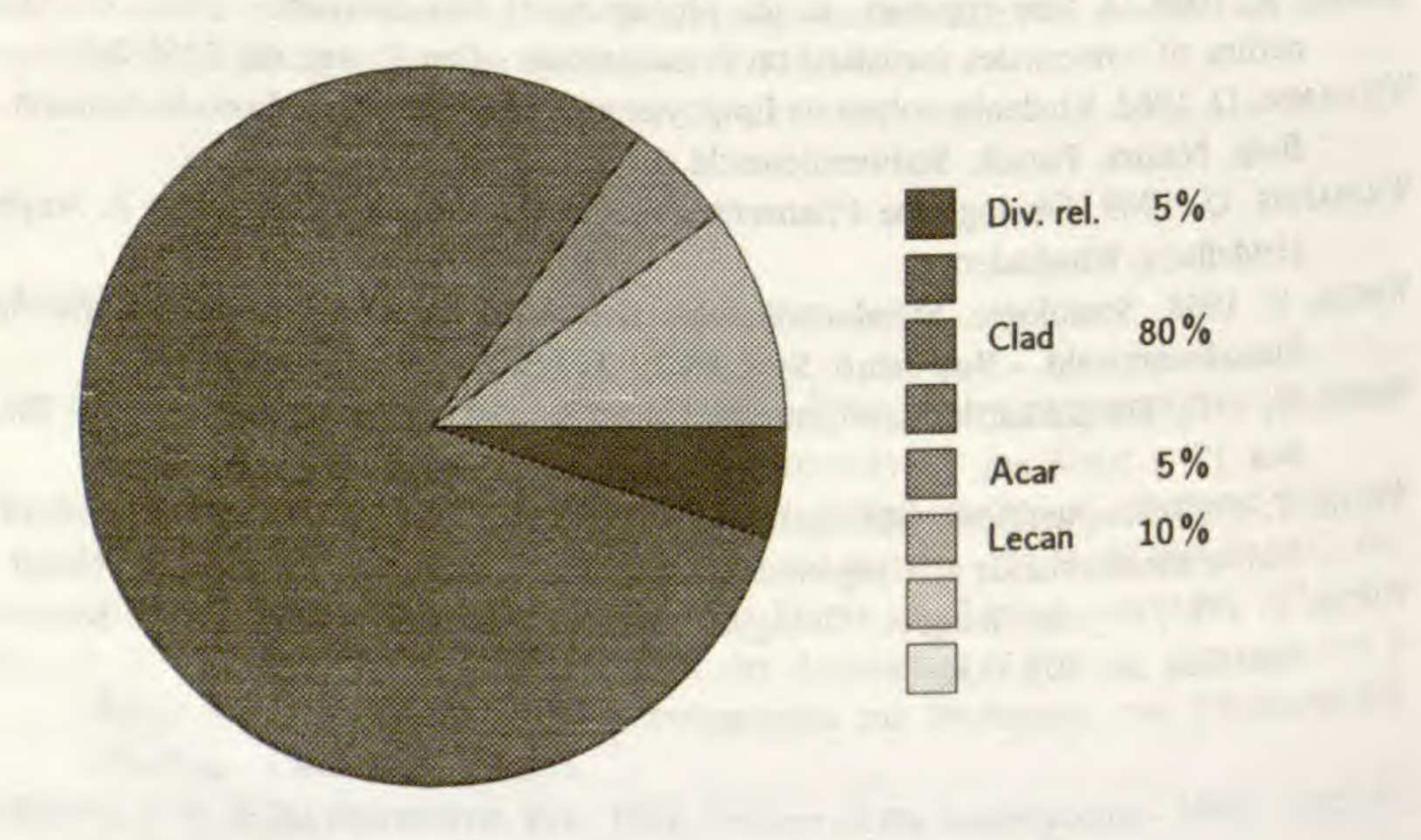


Fig. 2: Lecideetum lithophilae Wirth 69
WIRTH (1972: 138, Tab. 8, Spalte 3).

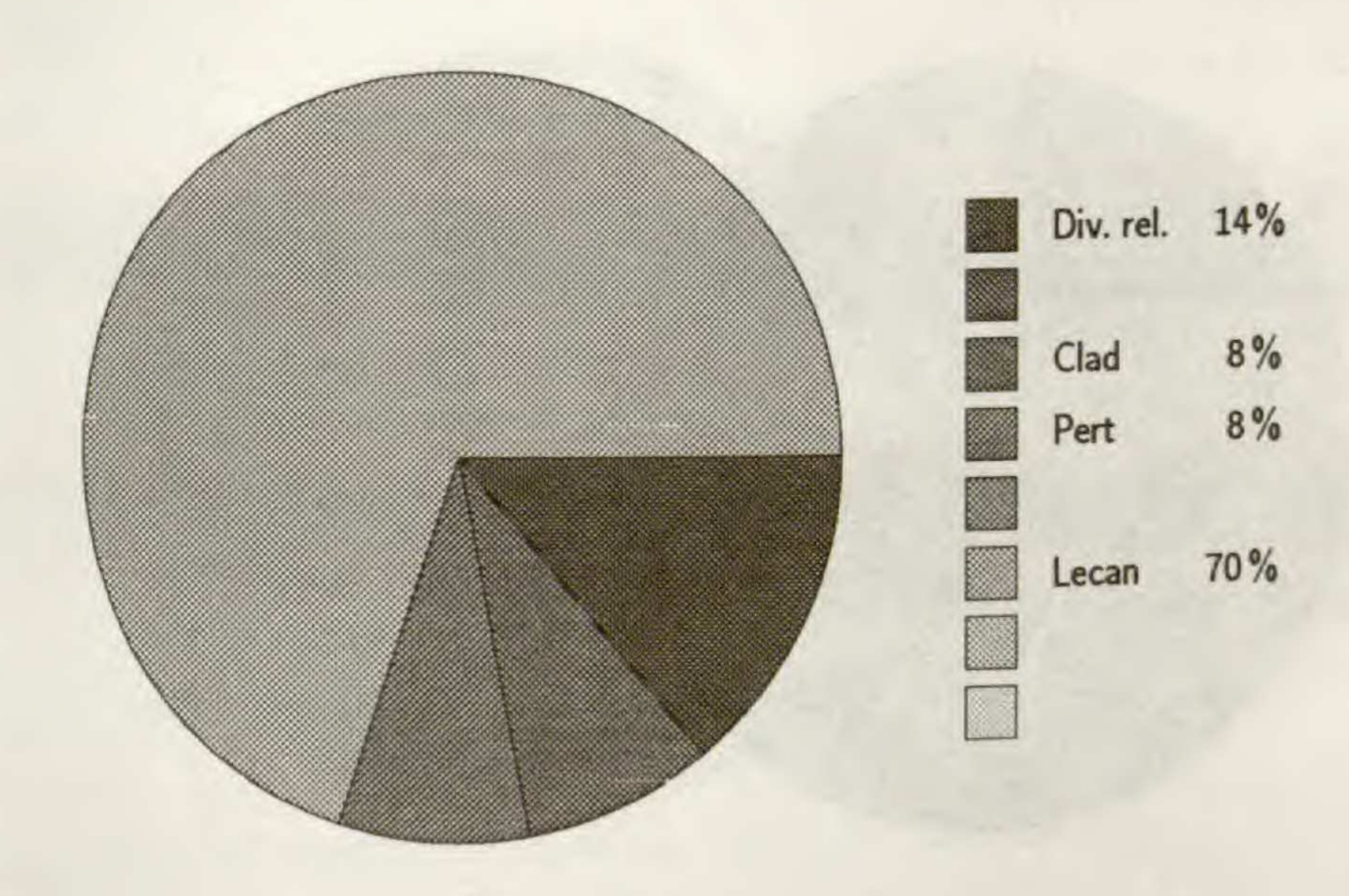


Fig. 3: Pseudevernietum furfuraceae Hil. 25
SCHUHWERK (1986: 100, Tab. 11).

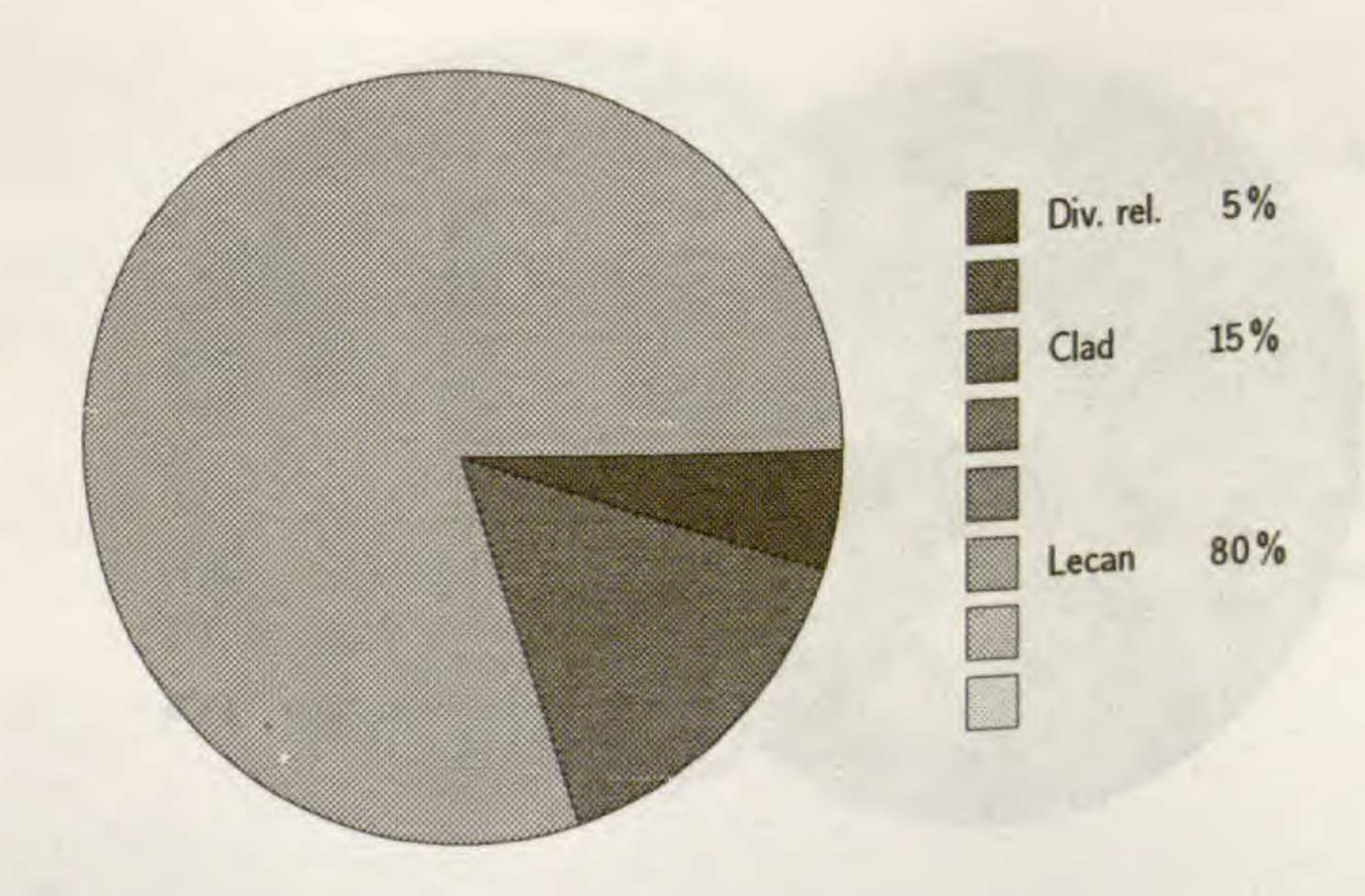


Fig. 4: Parmeliopsidetum ambiguae Hil. 25
WILMANNS (1962: 123, Tab. VIII).

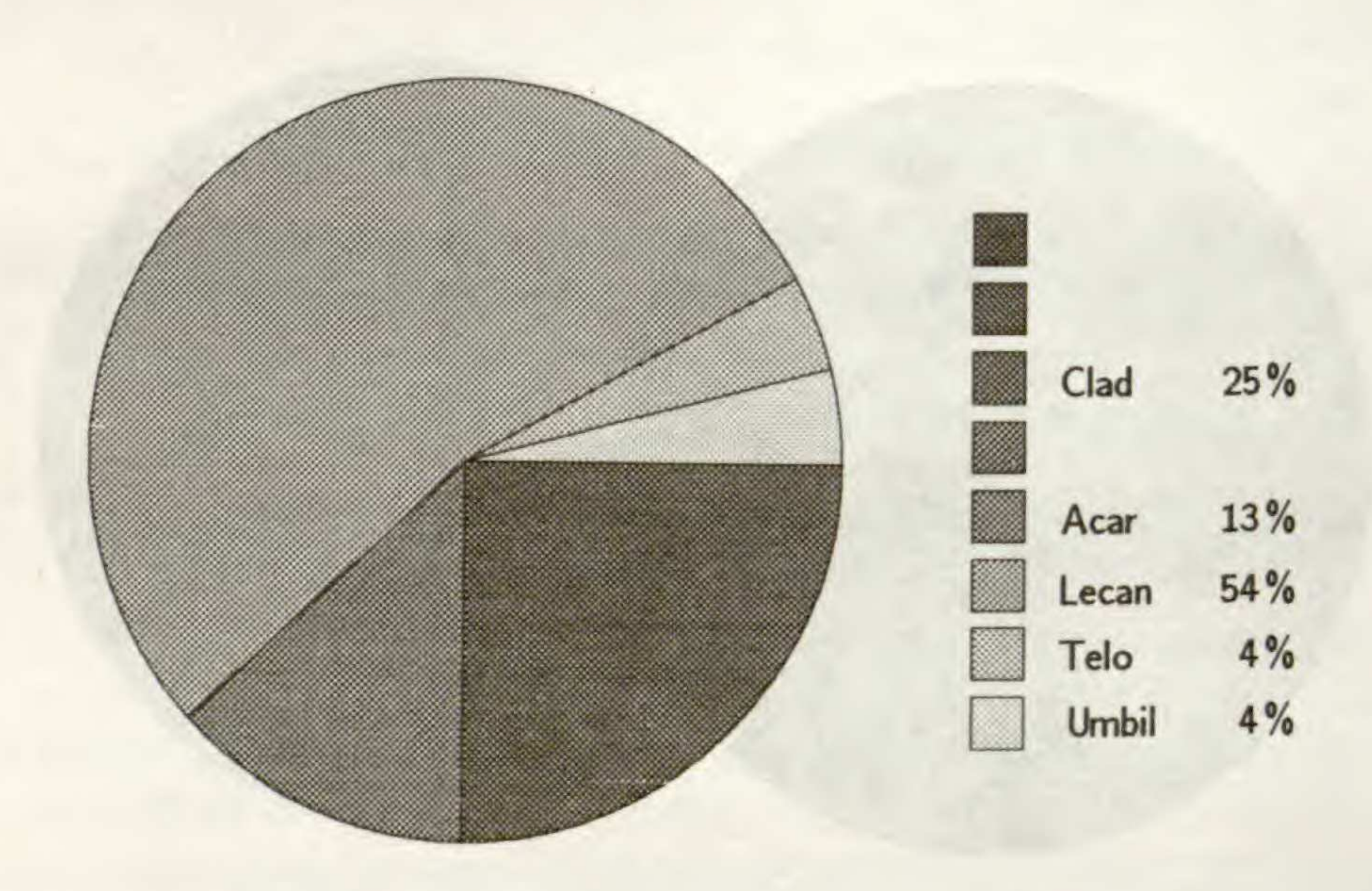


Fig. 5: Candelarielletum corallizae (Almb. 55) Massé 64
WIRTH (1972: 163, Tab. 14).

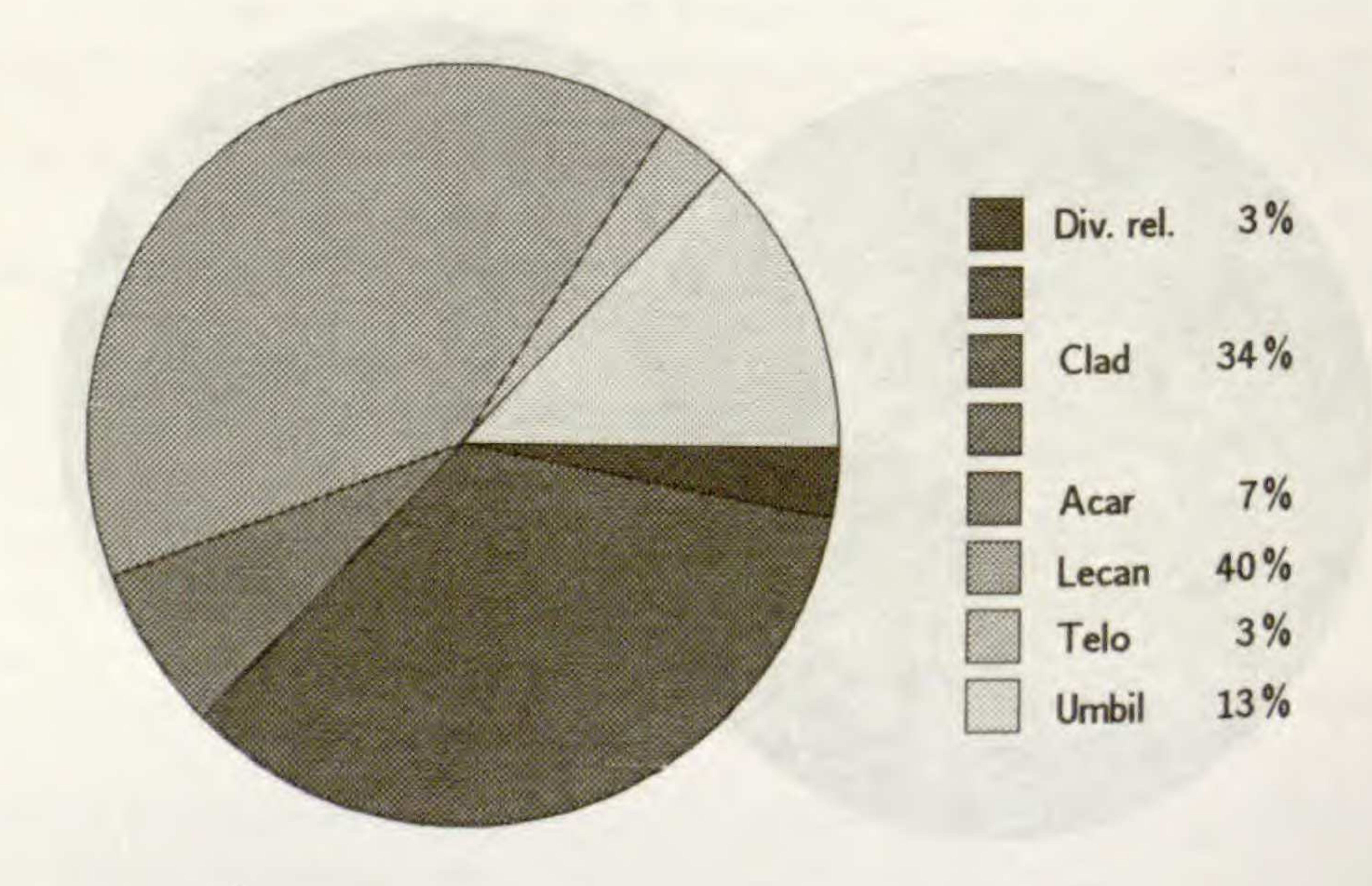


Fig. 6: Rhizocarpetum alpicolae Frey 23
WIRTH (1972: 184, Tab. 23).

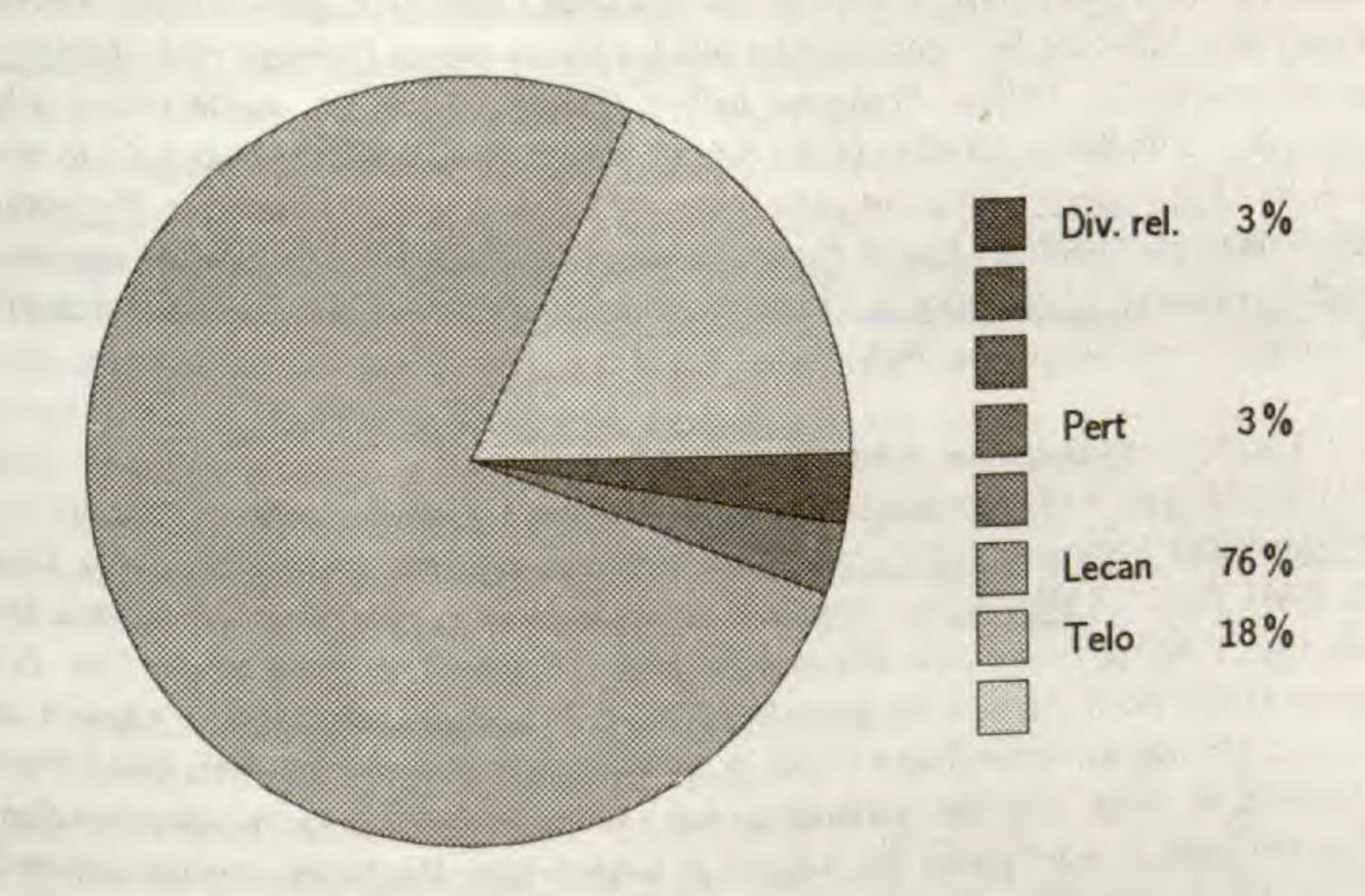


Fig. 7: Physcietum adscendentis Frey & Ochsner 26
KALB (1970: 45, Tab. $4a_1$, a_2).

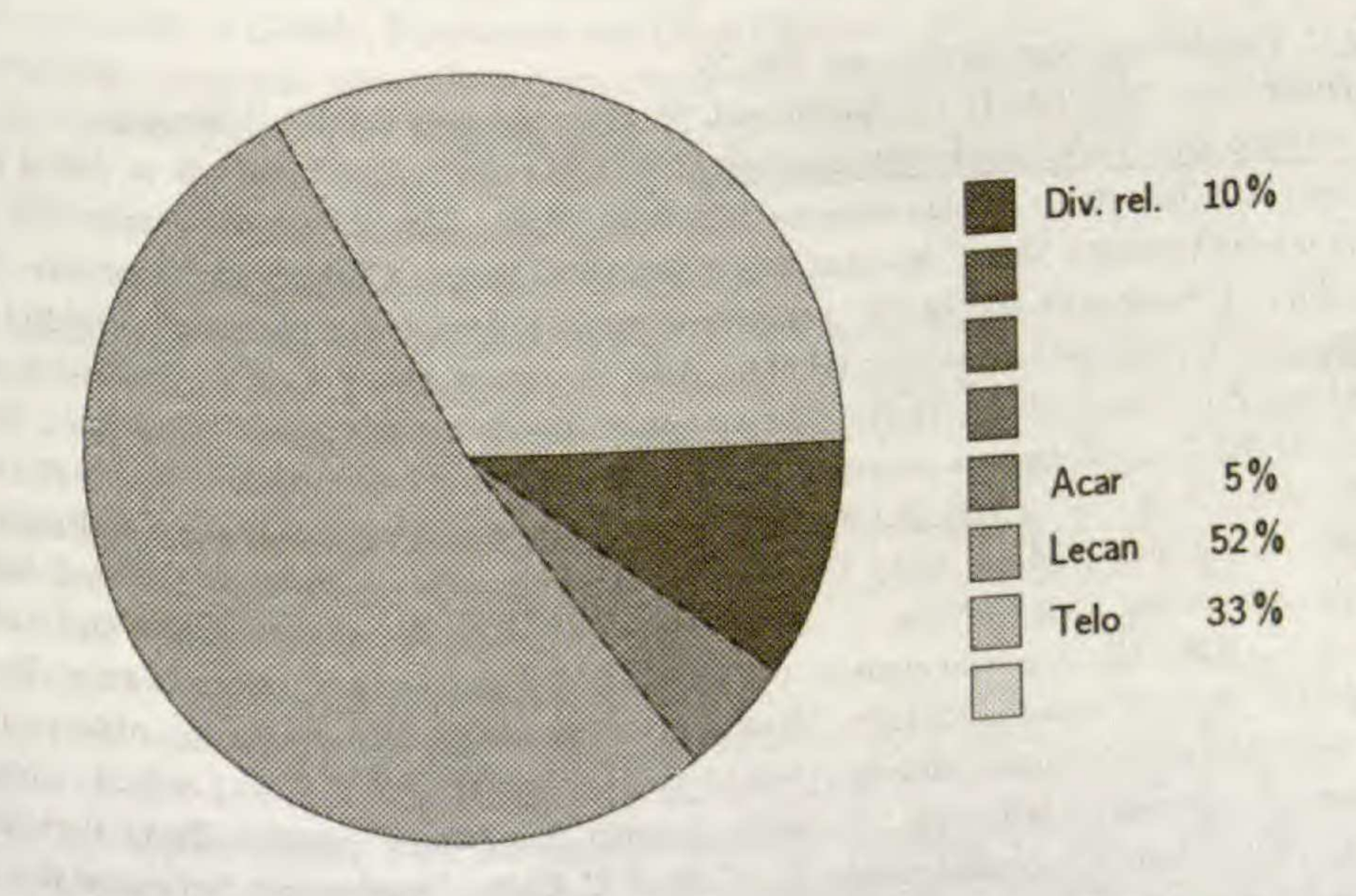


Fig. 8: Caloplacetum saxicolae (Du Rietz 25) Kaiser 26
KLEMENT (1955: 80 - sub Caloplacetum murorum (Du Rietz 25) Kaiser 26).

Zu Fig. 1: **Nephrometum laevigati** Barkm. 58

WIRTH 1968: 325, Tab. 1, Spalte 4 (13 Aufnahmen, 33 Arten, darunter 17 Moose):

Arten verschiedener Verwandtschaftszugehörigkeit: *Lepraria incana* (L.) Ach. [= *L. aeruginosa* auct.]; *Normandina pulchella* (Borr.) Nyl.; *Pannaria conoplea* (Ach.) Bory [= *P. pityrea* auct.]; *Parmeliella triptophylla* (Ach.) Müll.Arg. [= *P. corallinoides* auct.]; *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot. - Peltigerineae: *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.; *Nephroma bellum* (Spreng.) Tuck.; *N. parile* (Ach.) Ach.; *N. resupinatum* (L.) Ach.; *Peltigera collina* (Ach.) Schrad. [syn. *P.scutata* (Dicks.) Duby]; *Sticta sylvatica* (Huds.) Ach. - Cladoniineae: *Cladonia chlorophaea* (Flk. ex Sommerf.) Spreng. - Pertusariineae: *Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arnold; *Pertusaria albescens* (Huds.) Choisy & Wern. var. *albescens* [= *P. globulifera* auct.]. - Lecanorineae: *Lecanora subfusca* coll.; *Melanelia glabratula* (Lamy) Essl. [syn. *P. fuliginosa* var. *laetevirens* (Flot.) Nyl.].

Zu Fig. 2: **Lecideetum lithophilae** Wirth 69

WIRTH 1972: 138, Tab. 8 (61 Aufnahmen, 23 Arten, darunter 1 Alge, 2 Moose):

Arten verschiedener Verwandtschaftszugehörigkeit: *Lepraria neglecta* (Nyl.) Erichs. [syn. *Crocynia neglecta* (Nyl.) Hue]. - Cladoniineae: *Amygdalaria panaeola* (Ach.) Hertel & Brodo [syn. *Lecidea panaeola* (Ach.) Ach.]; *Immersaria athroocarpa* (Ach.) Rambold & Pietschmann [syn. *Lecidea athroocarpa* (Ach.) Ach.]; *Lecidea fuscoatra* (L.) Ach.; *L. lithophila* (Ach.) Ach.; *L. plana* (Lahm in Koerb.) Nyl.; *Micarea sylvicola* (Flot.) Vežda & V. Wirth [syn. *Lecidea sylvicola* Flot.]; *Placopsis lambii* Hertel & V. Wirth; *Porpidia cinereoatra* (Ach.) Hertel & Knoph [syn. *Haplocarpon cinereoatrum* (Ach.) Choisy]; *P. macrocarpa* (DC.) Hertel & Schwab [syn. *Haplocarpon macrocarpum* (DC.) Choisy]; *P. tuberculosa* (Sm.) Hertel & Knoph [syn. *Haplocarpon tumidum* (Massal.) Choisy]; *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC.; *Rh. obscuratum* (Ach.) Massal.; *Stereocaulon dactylophyllum* Flk.; *St. pileatum* Ach.; *Trapelia involuta* (Tayl.) Hertel [syn. *Trapelia ornata* (Sommerf.) Hertel]; *Trapelia mooreana* (Carroll) P. James in Hertel [syn. *Trapelia torellii* (Anzi) Nyl.]. - Acarosporineae: *Acarospora fuscata* (Nyl.) Arnold. - Lecanorineae: *Lecanora polytropa* (Hoffm.) Rabenh.; *L. soralifera* (Suza) Räs.

Zu Fig. 3: **Pseudevernietum furfuraceae** Hil. 25

SCHUHWERK 1986: 100, Tab. 11 (32 Aufnahmen, 56 Arten, darunter 2 Pilze, 5 Moose):

Arten verschiedener Verwandtschaftszugehörigkeit: *Arthonia vinosa* Leighton [syn. *A. lurida* auct.]; *Calicium glaucellum* Ach.; *Chaenothecopsis subpusilla* (Vain.) Tibell; *Lepraria incana* (L.) Ach.; *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot.; 2 Krustenflechten (sorediös) indet. - Cladoniineae: *Cladonia chlorophaea* (Flk. ex Sommerf.) Spreng.; *C. coniocraea* auct.; *Cladonia* sp.; *"Lecidea" turgidula* Fr. - Pertusariineae: *Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Ach.; *O. turneri* (Sm.) Hasselr.; *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl.; *P. coronata* (Ach.) Th.Fr. - Lecanorineae: *Alectoria sarmentosa* (Ach.) Ach.; *Biatora efflorescens* (Hedl.) Erichsen [syn. *Lecidea efflorescens* (Hedl.) Vain.]; *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo & D. Hawksw.; *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.; *B. nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.; *B. subcana* (Nyl. ex Stiz.) Brodo & D. Hawksw.; *Buellia punctata* (Hoffm.) Massal.; *Cetraria chlorophylla* (Willd.) Vain.; *C. sepincola* (Ehrh.) Ach.; *Evernia divaricata* (L.) Ach.; *E. prunastri* (L.) Ach.; *Haematomma elatinum* (Ach.) Massal.; *Hypogymnia bitteriana* (Zahlbr.) Räs.; *H. physodes* (L.) Nyl.; *H. tubulosa* (Schaer.) Havaas; *H. vittata* (Ach.) Parr.; *Imshaugia aleurites* (Ach.) Fricke Meyer [syn. *Parmeliopsis aleurites* (Ach.) Nyl.]; *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach.; *L. subfuscata* H. Magn.; *L. symmicta* (Ach.) Ach.; *Parmelia saxatilis* (L.) Ach.; *P. sulcata* Tayl.; *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl.; *Platismatia glauca* (L.) Culb. & C. Culb.; *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf; *Tuckermannopsis pinastri* (Scop.) Hale [syn. *Cetraria pinastri* (Scop.) S.F. Gray]; *Usnea barbata* (L.) Web. in Wigg.; *U. caucasica* Vain.; *U. ceratina* Ach.; *U. filipendula* Stirt. s. l.; *U. glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain.; *U.* cf. *glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain.;*U. subfloridana* Stirt.; *U.* cf. *subscabrata*

(Vain.) Mot.

Zu Fig. 4: **Parmeliopsidetum ambiguae** Hil. 25
WILMANNS 1962: 123, Tab. VIII (28 Aufnahmen, 24 Arten, darunter 4 Moose):
Arten verschiedener Verwandtschaftszugehörigkeit: *Lepraria incana* (L.) Ach. [= *L. aeruginosa* auct.]. - Cladoniineae: *Cladonia chlorophaea* (Flk. ex Sommerf.) Spreng.; *C. coniocraea* auct.; *C. digitata* (L.) Hoffm. - Lecanorineae: *Bryoria fuscescens* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw. (= *Alectoria jubata* auct.]; *B. implexa* (Hoffm.) Brodo [syn. *Alectoria implexa* (Hoffm.) Nyl.]; *Cetraria chlorophylla* (Willd.) Vain.; *Evernia prunastri* (L.) Ach.; *Hypogymnia bitteriana* (Zahlbr.) Räs. [syn. *Parmelia bitteriana* Zahlbr.]; *H. physodes* (L.) Nyl. [syn. *Parmelia physodes* (L.) Nyl.]; *H. tubulosa* (Schaer.) Havaas [syn. *Parmelia tubulosa* (Schaer.) Bitter]; *Hypotrachyna revoluta* (Flk.) Hale [syn. *Parmelia revoluta* Flk.]; *Imshaugia aleurites* (Ach.) Fricke Meyer [syn. *Parmeliopsis aleurites* (Ach.) Nyl.]; *Parmelia saxatilis* (L.) Ach.; *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl.; *P. hyperopta* (Ach.) Arnold [syn. *Parmelia hyperopta* Ach.]; *Platismatia glauca* (L.) Culb. & C. Culb. [syn. *Cetraria glauca* (L.) Ach.]; *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf [syn. *Parmelia furfuracea* (L.) Ach.]; *Tuckermannopsis pinastri* (Scop.) Hale [syn. *Cetraria pinastri* (Scop.) S.F. Gray]; *Usnea hirta* (L.) Wigg. em. Mot. ssp. *laricicola* Mot.

Zu Fig. 5: **Candelarielletum corallizae** (Almb. 55) Massé 64
WIRTH 1972: 163, Tab. 14 (55 Aufnahmen, 24 Arten):
Cladoniineae: *Lecidea fuscoatra* (L.) Ach.; *Rhizocarpon badioatrum* (Flk. ex Spreng.) Th.Fr.; *Rh. distinctum* Th.Fr.; *Rh. geographicum* (L.) DC.; *Rh. viridiatrum* (Wulf.) Koerb; *Rimularia insularis* (Nyl.) Rambold & Hertel [syn. *Lecidea insularis* Nyl.]. - Acarosporineae: *Acarospora fuscata* (Nyl.) Arnold; *Aspicilia caesiocinerea* (Nyl. ex Malbr.) Arnold; *A. cinerea* (L.) Koerb. - Lecanorineae: *Candelariella coralliza* (Nyl.) H. Magn.; *Lecanora intricata* (Ach.) Ach.; *L. muralis* (Schreb.) Rabenh.; *L. polytropa* (Hoffm.) Rabenh.; *L. rupicola* (L.) Zahlbr.; *Neofuscelia loxodes* (Nyl.) Essl. [syn. *Parmelia isidiotyla* Nyl.]; *Parmelia saxatilis* (L.) Ach.; *P. sulcata* Tayl.; *Physcia dubia* (Hoffm.) Lettau; *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafellner [syn. *Lecanora badia* (Hoffm.) Ach.]; *Ramalina capitata* (Ach.) Nyl. in Cromb.; *Tephromela atra* (Huds.) Hafellner [syn. *Lecanora atra* (Huds.) Ach.]; *Xanthoparmelia conspersa* (Ach.) Hale [syn. *Parmelia conspersa* (Ach.) Ach.]. - Teloschistineae: *Xanthoria candelaria* (L.) Th.Fr. - Umbilicariineae: *Lasallia pustulata* (L.) Mérat.

Zu Fig. 6: **Rhizocarpetum alpicolae** Frey 23
WIRTH 1972: 184, Tab. 23 (35 Aufnahmen, 30 Arten):
Arten verschiedener Verwandtschaftszugehörigkeit: *Schaereria fuscocinerea* (Nyl.) Clauzade & Roux [syn. *Lecidea tenebrosa* Flot.]. - Cladoniineae: *Bellemerea alpina* (Sommerf.) Clauzade & Roux [syn. *Aspicilia alpina* (Sommerf.) Arnold]; *Immersaria athroocarpa* (Ach.) Rambold & Pietschmann [syn. *Lecidea athroocarpa* (Ach.) Ach.]; *Lecidea confluens* (Web.) Ach.; *L. lapicida* (Ach.) Ach.; *L. lapicida* (Ach.) Ach. [syn. *L. pantherina* (Ach.) Th.Fr.]; *L. scabridisca* V. Wirth; *Rhizocarpon alpicola* (Anzi) Rabenh.; *Rh. badioatrum* (Flk. ex Spreng.) Th.Fr.; *Rh. geographicum* (L.) DC.; *Rimularia furvella* (Nyl. ex Mudd) Hertel & Rambold [syn. *Lecidea furvella* Nyl. ex Mudd]. - Acarosporineae: *Acarospora fuscata* (Nyl.) Arnold; *Tremolecia atrata* (Ach.) Hertel [= *Lecidea dicksonii* auct.]. - Lecanorineae: *Allantoparmelia alpicola* (Th.Fr.) Essl. [syn. *Parmelia alpicola* Th.Fr.]; *Carbonea vorticosa* (Flk.) Hertel [syn. *Lecidea vorticosa* (Flk.) Koerb.]; *Lecanora intricata* (Ach.) Ach.; *L. polytropa* (Hoffm.) Rabenh.; *L. soralifera* (Suza) Räs.; *Miriquidica intrudens* (H. Magn.) Hertel & Rambold [syn. *Lecanora intrudens* H. Magn.]; *M. leucophaea* (Flk. ex Rabenh.) Hertel & Rambold [syn. *Lecidea leucophaea* (Flk. ex Rabenh.) Nyl.]; *M. nigroleprosa* (Vain.) Hertel & Rambold [syn. *Lecidea nigroleprosa* (Vain.) H.Magn.]; *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafellner [syn. *Lecanora badia* (Hoffm.) Ach.]; *P. picea* (Dicks.) Hafellner [syn. *Lecanora picea* (Dicks.) Nyl.]; *Pseudephebe*

pubescens (L.) Choisy [syn. *Parmelia pubescens* (L.) Vain.]; *Tephromela aglaea* (Sommerf.) Hertel & Rambold [syn. *Lecidea aglaea* Sommerf.]. - Teloschistineae: *Orphniospora mosigii* (Koerb.) Hertel & Rambold [syn. *Lecidea obscurissima* (Nyl.) Nyl.]. - Umbilicariineae: *Umbilicaria cylindrica* (L.) Del. ex Duby; *U. deusta* (L.) Baumg.; *U. polyphylla* (L.) Baumg.; *U. torrefacta* (Leightf.) Schrad.

Zu Fig. 7: **Physcietum adscendentis** Frey & Ochsner 26
KALB 1970: 45, Tab. $4a_1$, a_2 (? Aufnahmen, 34 Arten):
Arten verschiedener Verwandtschaftszugehörigkeit: *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot. - Pertusariineae: *Pertusaria coccodes* (Ach.) Nyl. - Lecanorineae: *Buellia punctata* (Hoffm.) Massal.; *Candelaria concolor* (Dicks.) B. Stein; *Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau; *Evernia prunastri* (L.) Ach.; *Flavoparmelia flaventior* (Stirt.) Hale [syn. *Parmelia flaventior* Stirt.]; *Lecanora allophana* (Ach.) Nyl.; *L. chlarotera* Nyl.; *L. pulicaris* (Pers.) Ach. [= *L. chlarona* auct.]; *Lecidella euphorea* (Flk.) Hertel [syn. *Lecidea glomerulosa* (DC.) Steud.]; *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl. [syn. *Parmelia exasperatula* Nyl.]; *M. glabratula* (Lamy) Essl. [syn. *Parmelia fuliginosa* (Duby) Nyl.]; *M. subargentifera* (Nyl.) Essl. [syn. *P. subargentifera* Nyl.]; *Parmelia sulcata* Tayl.; *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale [syn. *Parmelia scortea* Ach.]; *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg [syn. *Physcia orbicularis* (Neck.) Poetsch]; *Physcia adscendens* (Fr.) Oliv.; *Ph. caesia* (Hoffm.) Fürnrohr; *Ph. dubia* (Hoffm.) Lettau [= *Ph. tribacea* auct.]; *Ph. stellaris* (L.) Nyl.; *Ph. tenella* (Scop.) DC.; *Physconia distorta* (With.) Laundon [syn. *Ph. pulverulenta* (Schreb.) Poelt]; *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf; *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog [syn. *Parmelia dubia* (Wulf. in Jacq.) Schaer.; *Ramalina pollinaria* (Westr.) Ach.; *Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold; *Usnea hirta* (L.) Wigg. em. Mot. ssp. *minutissima* (Mer.) Mot. - Teloschistineae: *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th.Fr.; *C. herbidella* (Hue) H.Magn.; *C. holocarpa* (Hoffm.) Wade [syn. *C. pyracea* (Ach.) Th.Fr.]; *Xanthoria candelaria* (L.) Th.Fr.; *X. fallax* (Hepp) Arnold; *X. parietina* (L.) Th.Fr.

Zu Fig. 8: **Caloplacetum saxicolae** (Du Rietz 25) Kaiser 26
KLEMENT 1955: 80, Tab. 1221 - sub Caloplacetum murorum (Du Rietz 25) Kaiser 26 (52 Aufnahmen, 21 Arten, sicher unvollständig):
Arten verschiedener Verwandtschaftszugehörigkeit: *Verrucaria calciseda* DC.; *V. nigrescens* Pers. - Acarosporineae: *Aspicilia radiosa* (Hoffm.) Poelt & Leuckert [syn. *Lecanora* (*Placodium*) subcircinata Nyl.]. - Lecanorineae: *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. [syn. *C. cerinella* (Flk.) Zahlbr.]; *C. vitellina* (Hoffm.) Müll.Arg.; *Diploicia canescens* (Dicks.) Massal. [syn. *Buellia canescens* (Dicks.) DeNot.]; *Lecanora albescens* (Hoffm.) Branth & Rostr.; *L. dispersa* (Pers.) Sommerf.; *L. muralis* (Schreb.) Rabenh. [syn. *Placodium saxicolum* (Pollich) Koerb.]; *Lecania erysibe* (Ach.) Mudd; *Phaeophyscia sciastra* (Ach.) Moberg [syn. *Physcia sciastra* (Ach) Du Rietz]; *Physcia adscendens* (Fr.) Oliv.; *Ph. caesia* (Hoffm.) Fürnrohr; *Rinodina gennarii* Bagl. [= *R. demissa* auct.]. - Teloschistineae: *Caloplaca decipiens* (Arnold) Blomb. & Forss.; *C. holocarpa* (Hoffm.) Wade [syn. *C. pyracea* (Ach.) Th.Fr.]; *C. saxicola* (Hoffm.) Th.Fr. [syn. *C. murorum* (Ach.) Th.Fr.]; *Caloplaca* sp. [= *C. tegularis* auct.]; *Xanthoria calcicola* Oxner [= *X. aureola* auct.]; *X. elegans* (Link) Th.Fr. [syn. *C. elegans* (Link) Th.Fr.]; *X. parietina* (L.) Th.Fr.

Anschrift der Verfasser:
Botanische Staatssammlung München
Menzinger Straße 67
D-8000 München 19
F.R.G.